

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie  
Studijní obor: Biologie



**Matyáš Nekola**

Květní biologie temperátních a tropických alpínských rostlin  
Floral biology of temperate and tropical alpine plants

Bakalářská práce

Vedoucí práce: RNDr. Petr Sklenář, Ph.D.

Praha, 2019

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne, 16.8.2019

## Abstrakt

Mezi alpinskými ekosystémy světa jsou nejvíce odlišné tropické alpínské ekosystémy, převážně díky asezonalitě jejich klimatu. V temperátních alpiských ekosystémech dochází díky sezonalitě k výrazným změnám teplot během roku, a vytváření sněhové pokrývky. Naopak v tropických alpiských ekosystémech se průměrné teploty během roku výrazně nemění, ale díky vysoké radiační ztrátě tepla v noci dochází k výrazným změnám teplot v průběhu dne. Dále se tato prostředí liší ještě změnou délky dne během roku, rozdílnou nadmořskou výškou a s ní spojeným atmosférickým tlakem. Na tyto odlišné podmínky si rostliny vytvořili různé adaptace. V temperátních alpiských ekosystémech si většina rostliny předpřipravuje základy květů minimálně rok dopředu. Kvetení je iniciováno fotoperiodou, teplotou a kombinací předchozích dvou, nebo se spouští hned po ukončení dormance. Časně kvetoucí druhy jsou limitovány přeneseným pylem a jsou cizosprašné, druhy kvetoucí na konci sezóny jsou samosprašné. Hlavními opylovači zde jsou zástupci dvoukřídlých. V tropických alpiských ekosystémech je iniciace kvetení spojována s poklesem minimálních nočních teplot a změnou dostupnosti vody. U asynchronně kvetoucích druhů je tendence k samosprašení. K cizosprašení dochází předně u druhů synchronně kvetoucích. Hlavními opylovači jsou z rodu čmeláků.

## Klíčová slova

Alpínské ekosystémy; vysoká nadmořská výška; tropy; kvetení; iniciace kvetení; fenologie kvetení; opylení

## Abstract

From all alpine ecosystems are tropic ones the most distinct, mainly due to aseasonality of their climate. In temperate alpine ecosystems seasonality causes annual changes in temperature and creation of snow cover. On the other hand, in tropical alpine ecosystems annual mean temperatures stay approximately same, but thanks to the high radiation heat loss at night temperatures vary significantly throughout the day diurnal. These environments also differ in change of day length throughout the year, altitude and atmospheric pressure. Plants created diverse adaptations in response to these different conditions. In temperate alpine ecosystems most of plants preform their floral primordia at least one year in advance. Flowering is initiated by photoperiod, temperature and combination of two previous factors, or immediately after the end of dormancy. Early flowering species are limited by the transfer of pollen and are allogamous. Late flowering species are autogamous. Main pollinators are from order *Diptera*. In tropical alpine ecosystems initiation of flowering correlates with decrease of minimal night temperatures and change in water availability. Asynchronously flowering species tend to be allogamous and autogamy prevails at synchronously flowering species. The most important pollinators are from genus *Bombus*.

## Key words

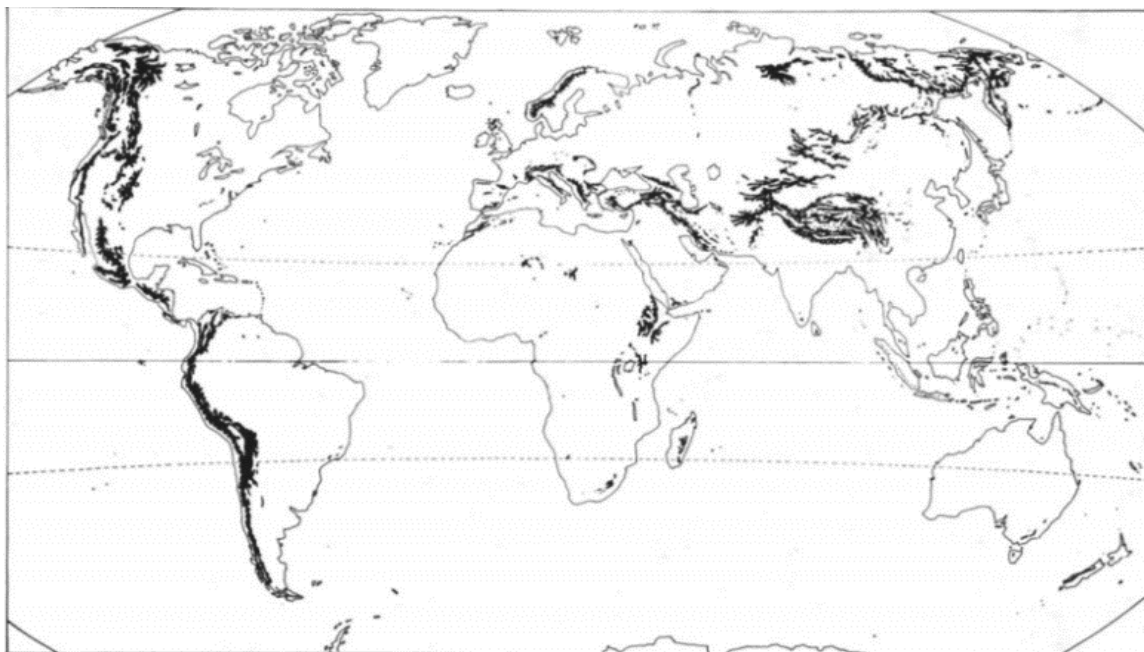
Alpine Ecosystems; high altitude; tropics; flowering; initiation of flowering; flowering phenology; pollination

## Obsah

1	Úvod .....	- 1 -
2	Porovnání prostředí .....	- 3 -
2.1	Délka fotoperiody .....	- 3 -
2.2	Sezonalita .....	- 3 -
2.3	Nadmořská výška .....	- 4 -
3	Kvetení .....	- 6 -
3.1	Iniciace kvetení .....	- 6 -
3.1.1	Formování květních pupenů květenství .....	- 6 -
3.1.2	Iniciace samotného kvetení .....	- 6 -
3.2	Čas mezi iniciací a kvetením .....	- 7 -
3.3	Fenologie kvetení .....	- 8 -
4	Opylení .....	- 11 -
4.1	Samoopylení .....	- 11 -
4.1.1	Auto-depozice pylu .....	- 11 -
4.1.2	Self-kompatibilita .....	- 11 -
4.2	Anemogamie .....	- 12 -
4.3	Zoogamie .....	- 13 -
4.3.1	Opylovači .....	- 13 -
5	Závěr .....	- 16 -
6	Bibliografie .....	- 17 -

# 1 Úvod

Alpínské ekosystémy (horské ekosystémy) se vyskytují všude tam, kde jsou dostatečně vysoké hory nebo pohoří, aby dosáhly nad horní (alpínskou) hranici lesa (obrázek 1). Tyto systémy zabírají jen malou část zemského povrchu – něco kolem 3 %, z toho je 6 % v tropických a subtropických oblastech (Körner, 1995).



Obr. 1 - Rozmístění alpínských oblastí v rámci světa. Převzato z (Körner, 1995)

Z alpínských ekosystémů se od ostatních nejvíce odlišují ty tropické, díky jejich asezónnímu charakteru. Zatímco v temperátních horách vegetační sezóna zabírá jen část roku, v tropických horách vegetační sezóna trvá celý rok. To znamená, že v tropických ekosystémech mohou rostliny kvést teoreticky celý rok. V tropických horách je stále stejně dlouhý den (Thorsen, c1995-2019) a teploty se během roku příliš nemění (Sarmiento, 1986), takže kvetení musí být řízeno jiným mechanismem, než je běžné u rostlin z temperátních hor. Takže i když oba ekosystémy nesou označení alpínské, je mezi nimi velký rozdíl.

Kvetení je jediný způsob, kterým se mohou rostliny pohlavně rozmnožovat. Z tohoto důvodu investují do kvetení významnou část svých zdrojů. U rostlin s vysokou investicí do kvetení může dojít dokonce k následnému výraznému snížení šance na přežití, jako například u afroalpínského druhu *Senecio keniodendron* (Smith, 1982). Extrémem jsou monokarpické rostliny, které do kvetení vloží vše a poté odumírají. Nepovedené kvetení zde může vést

ke snížení jejich fitness na nulu, z čehož vyplývá důležitost kvetení ve správné části roku, aby nemohlo dojít k poškození květů (Smith, 1981; Kudo, 1991).

Úspěšnost rozmnožování je podmíněna opylením. Optimálním způsobem z dlouhodobého hlediska je cizosprášení, které bývá nejčastěji zprostředkováno větrem (anemogamie) nebo živočichy (zoogamie). Pro část rostlin je osvědčenou strategií zajišťující úspěch opylení samosprášení, jako příklad se dají uvést: orchidej *Hologlossum amesianum*, nebo huseníček *Arabidopsis thaliana* a kokoška *Capsella rubra* (Liu, 2006; Slotte, 2013). Z dlouhodobého výhledu není tento způsob výhodný, jelikož díky němu dochází k imbrední depresi. Opylení živočichy bývá v alpínských oblastech zajišťováno nejčastěji hmyzem a ptáky (Janzen, 1976; Arroyo, 1982; Lefebvre, 2018b). Pro úspěšné opylení je proto také potřeba určitá míra synchronie mezi opylovači a rostlinami. Květní ekologií v tropických horách není věnováno příliš mnoho studií a ty, které byly provedeny, se zabývají především velkými růžicovými rostlinami.

Prostředí hor v mírném pásu má stejné zákonitosti, zejména sezónnost, jako tundra a hory nacházející se ve větších zeměpisných šířkách. Dostupná literatura tato prostředí většinou nerozlišuje, z tohoto důvodu jsou použity i práce z tundry.

Tropické hory se nacházejí jen v několika lokalitách světa. Nejvíce zkoumanou oblastí jsou tropické Andy v Jižní Americe, kde se alpínská oblast nazývá páramo. V některých publikacích je páramo nad 4000 m n. m. ještě rozlišeno na superpáramo (Berry, 1989). Další významnou lokalitou jsou sopečné vrcholy a Etiopská plošina ve východní Africe. V neposlední řadě v Malajsii a na Nové Guinei najdeme také horské hřebeny s alpínským porostem. V literatuře je k tropickým oblastem běžně zahrnuta i oblast subtropických hor, jako jsou některé z vrcholů na Havaji, subtropické Andy nazývané puna a vysoké vulkány v Mexiku.

Celá práce pojednává o alpínských ekosystémech. Pokud tedy nebude uvedeno jinak, pokaždé, když dále v textu bude zmínka o teplotě nebo tropech, bude vždy pojednáváno o příslušných alpínských oblastech.

## 2 Porovnání prostředí

Alpínské ekosystémy v temperátu a v tropech mohou vypadat na první pohled podobně: nízká vegetace (s výjimkou velkých růžic), nízké teploty a nízké parciální tlaky plynů. Ve skutečnosti jsou ale mezi nimi rozdíly, které vytváří zcela odlišné podmínky pro život rostlin.

### 2.1 Délka fotoperiody

Mezi hlavními abiotickými faktory odlišujícími obě prostředí je změna délky dne v průběhu roku a od ní se odvíjející asezonalita tropů a sezonalita temperátu. Ke změně maximální a minimální délky dne dochází v závislosti na vzdálenosti od rovníku. S přibývajícím zeměpisnou šířkou jsou v létě dny delší a v zimě kratší.

Temperátní hory se nacházejí ve větším rozpětí zeměpisné šířky, takže změna délky dne se mezi jednotlivými oblastmi liší. Například podle počítačového modelu (Thorsen, c1995-2019) dosahuje v oblasti hory Zugspitze v severní části Alp (47° N) maximální délka dne v létě skoro šestnácti hodin, a naopak v zimě má nejkratší den jen osm a půl hodiny. V Taisetsu mountains v Japonsku (43° N) je rozsah délky dnů od patnácti a půl hodiny v létě do devíti hodin v zimním období.

Přesně na rovníku se délka dne nemění a celý rok zůstává okolo 12 hodin. Při vzdalování se od rovníku se hodnota změny v délce dne zvyšuje. Jako příklad uveďme Méridu ve Venezuele (8° N), která má nejkratší den 11 hodin a 31 minut a nejdelší den 12 hodin a 45 minut (Thorsen, c1995-2019) a jako příklad z terénu v Panamě (9° N), kde nejkratší den v roce trvá 11 hodin a 56 minut a nejdelší 12 hodin a 58 minut (Hau, 1998).

### 2.2 Sezonalita

Sezónnost je hlavním faktorem ovlivňujícím prostředí, kterému se všechny organismy žijící v dané lokalitě musí přizpůsobit.

V temperátu sezónnost určuje teplota. V zimě díky teplotám pod bodem mrazu a s tím spojenou sněhovou pokrývkou jsou rostliny dormantní. Sníh rostlinám poskytuje izolaci od mrazu panujícího nad sněhovou pokrývkou, který by mohl rostliny poškodit (Wildung, 1989). Dále sníh rostliny chrání před mechanickým poškozením, způsobeným ledovými krystalky unášenými větrem (Scott, 1993).

Členitosti terénu a vítr vytváří nerovnoměrně hlubokou sněhovou pokrývku, která s nástupem vegetačního období postupně odtává. Tato skutečnost spolu s působením různé denní dávky sluneční radiace za sebou zanechává ve stejné lokalitě místa již beze sněhu a místa se stále přetrvávající sněhovou pokrývkou. Tento způsob odtávání vytváří v terénu každý rok odlišný vzor. Při bližším pohledu je ovšem nutné konstatovat, že základ tohoto vzoru zůstává během let stejný. Průběh odtávání sněhu se v jednotlivých letech termínově liší, a to vlivem rozdílného počasí (Billings, 1959). Tím dochází v prostředí k vytvoření různých úrovní podle data roztání sněhu. Termín roztání sněhu ovlivňuje druhovou skladbu, fenologii i reprodukční strategie rostlin. (Kudo, 1991). Pro příklad v Japonsku v Taisetsu mountains dochází k úplnému roztání sněhu od poloviny května a nová sněhová pokrývka se začíná vytvářet od října (Kudo, 1991; 1999).

Oproti tomu v tropických oblastech není vegetační sezóna omezena nízkými teplotami a průměrná teplota zůstává přibližně konstantní po celý rok, s čímž souvisí absence sněhové pokrývky.

Ve většině tropických oblastí tak sezónnost určuje množství srážek (s výjimkou oblasti Malajsie a Nové Guinei, kde je dostatek srážek po celý rok (Hnatiuk, 1976; Kudo, 2004). Například v páramu jsou oblasti s bimodálním i s unimodálním rozložením srážek (Sarmiento, 1986).

Denní teploty v některých místech přesahují i 20 °C a naopak radiační ztráta tepla za jasných nocí vede k poklesu teploty až pod bod mrazu. Tento jev výstižně popsal Hedberg (1952, s. 199) jako: „léto každý den a zima každou noc“. Proto, když je deštivá sezóna a je více oblačnosti, je méně nocí, kdy teplota klesne pod bod mrazu (Sarmiento, 1986).

## 2.3 Nadmořská výška

Maximální nadmořská výška, ve které jsou rostliny schopné přežít, se snižuje se vzdáleností od rovníku. Stejně tak klesá i výška horní hranice lesa, která limituje nejnížší výskyt alpské vegetace v oblasti a celé alpské biomy se posouvají níže (obrázek 2) (Körner, 2003).

S přibývajícím výškou dochází ke konstantnímu poklesu teplot. Mezi jednotlivými lokalitami a v rámci roku se míra poklesu teplot liší. V tropech a v letním temperátu se jedná přibližně o pokles 0,6 stupňů na 100 m (Rundel, 1994; Lauscher 1976/1977 podle Körner, 2003).

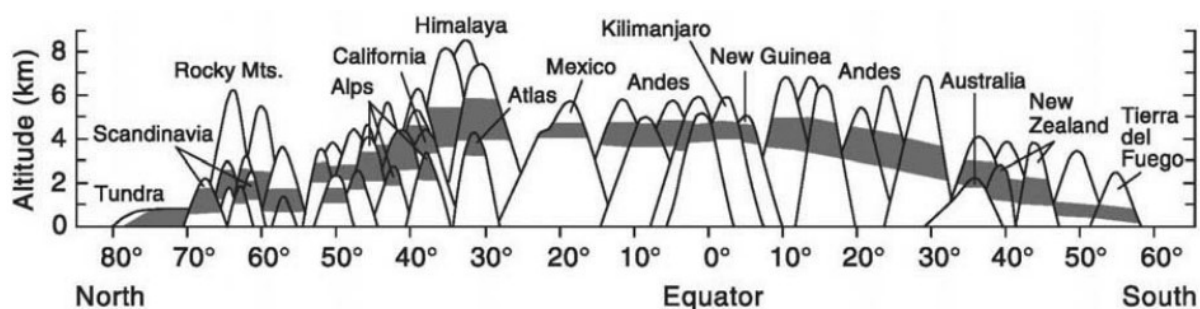
Pro temperátní alpské ekosystémy se nadmořská výška jejich výskytu nedá příliš zobecnit vzhledem k tomu, že se jednotlivé lokality nachází na různých stupních zeměpisné šířky. Jako příklad:



1. Japonsko – Taisetsu mountains nad 1500–1600 m n. m. (Mizunaga, 2017)
2. Severní hranice Alp nad 1500–1600 m n. m.
3. Centrální Alpy nad 2250 m n. m. (Troll, 1973)
4. Ve většině temperátních oblastí množství srážek s přibývající výškou stoupá (Flohn 1974, podle (Körner, 2003))

Nadmořskou výšku v tropech lze z hlediska alpínských ekosystémů přibližně umístit mezi 3400 m n.m. až 5000 m n.m. (SMITH, 1980; 1981; Hamilton, 1981; Kudo, 2004). Jedná se pouze o orientační údaj, jelikož v jednotlivých lokalitách je horní hranice lesa určující alpínský ekosystém lehce odlišná.

V tropech stoupá množství srážek jen do určité nadmořské výšky, ve které srážky dosáhnou svého maxima a dále jejich množství klesá (Rundel, 1994).



Obr.2 – Schématické znázornění výšky alpínského prostředí v závislosti na zeměpisné šířce.

Převzato z (Körner, 2003).

## 3 Kvetení

### 3.1 Iniciace kvetení

#### 3.1.1 Formování květních pupenů květenství

V temperátu je vegetační sezóna omezená. Rostliny proto musí ve vyhrazeném čase stihnout vykvést a dokončit svůj rozmnožovací cyklus. Z tohoto důvodu si většina rostlin připravuje květní primordia již v předcházejících letech. Mark (1970a) například zjistil, že ze 100 zkoumaných novozélandských alpínských druhů jich 80 připravuje květní pupeny s předstihem minimálně jedné sezóny. U některých rostlin pozorujeme tuto přípravu i několik let předem. Jedná se například o druh *Polygonum viviparum*, u kterého dochází k iniciaci květenství již tři roky předem, další dva roky se vyvíjí, aby čtvrtý rok mohlo dojít ke kvetení (Diggle, 1997).

U tropických alpínských druhů nejsou žádné dostupné studie zabývající se předvytvořením květních pupenů.

#### 3.1.2 Iniciace samotného kvetení

Aby rostliny nekvetly v době, kdy mají malou nebo nemají žádnou šanci na úspěšné rozmnožení, je potřeba mechanismus, který spustí kvetení ve správný čas.

Körner a Keller (2003) zkoumali v temperátu indukci kvetení u 23 druhů alpských rostlin odebraných na hoře Schrankogel v Rakousku. Pět ze zkoumaných druhů bylo závislých jak na teplotě, tak na fotoperiodě. K vykvetení jim stačilo splnění alespoň jedné z uvedených podmínek, buď dostatek tepla nebo dostatečně dlouhá fotoperioda, případně obojí. Jediná situace, kdy rostliny nekvetly, byla za krátké fotoperiody a nízké teploty. Další 5 druhů ze zkoumaných rostlin potřebovalo k vykvetení dlouhou fotoperiodu s tím, že na teplotu byly bez reakce. Jako další ucelená skupina se chovalo 5 druhů rostlin typických pro vysoké polohy, byly mezi nimi 3 druhy pionýrských rostlin. Všechny 5 iniciovalo kvetení hned po skončení dormance, bez ohledu na délku dne nebo teplotu prostředí. Zajímavá byla poslední uváděná skupina 3 druhů, které při krátké fotoperiodě kvetly jen při nízké teplotě, při dlouhé fotoperiodě dva z nich kvetly bez ohledu na teplotu a třetí nekvetl vůbec. Zbylých 5 druhů nevykazovalo žádný společný trend.

Pro tropy ztrácí iniciace kvetení fotoperiodou na významu. Během roku zde nedochází ke změně délky dne a noci. Na spouštění kvetení se proto musí podílet jiné faktory. Při studiu

keříčkovitých druhů na Mt. Kinabalu (Borneo) Kudo (2004) objevil, že různé druhy kvetou nezávisle na sobě a nemají tedy nejspíš společný spouštěcí faktor kvetení. Například u druhu *Rhododendron buxifolium* zjistil korelaci mezi indukcí kvetení a poklesem minimálních nočních teplot. Jako významný faktor se jeví také efekt El Niño – jižní oscilace, který v této oblasti bývá doprovázen intenzivními suchy (Walsh, 1996). El Niño proběhlo v letech 1997-98 a následně v letech 1998-99 došlo k masovému kvetení druhu *Leptospermum recurvum*. Podobný efekt El Niño byl patrný i na druhu *Rhododendron buxifolium*, kdy v březnu 1998 masově kvetlo 90 % populace (Kudo, 2004).

Jedinci druhu *Espeletia schulzii* (Venezuela) kvetli jen ve vlhké sezóně. Výjimku tvořila asezónně se chovající část populace vyskytující se v polohách nad 4200 m n.m. a rostoucí vždy v mělkých depresích, do kterých stéká voda z okolí. Jedinci v této části populace kvetli totiž celoročně, ačkoliv jejich květenství v sušší části roku často umrzala (Smith, 1981).

### 3.2 Čas mezi iniciací a kvetením

Molau (2005) zkoumal fenologii kvetení v teplotě od roztání sněhu až po vykvetení rostlin. Přišel s třemi typy rostlin: u první skupiny je fenologie řízena sumací teplot nad 0 °C, druhá skupina je řízena celkovým součtem sluneční radiace a třetí skupina, která není ovlivněna ani jedním z výše zmíněných faktorů a kvete vždy přibližně ve stejný čas.

Keller a Körner (2003) zkoumali, jak fotoperioda a teplota ovlivní rychlost vykvetení. Kratší fotoperioda uspiší kvetení u některých druhů (*Ranunculus glacialis*, *Saxifraga seguieri* a *S. oppositifolia*). Při dvou zkoumaných rozdílných teplotních režimech (noční/denní teplota 8/18 °C a 6/11 °C) vykvetla v teplejším režimu většina druhů dříve. Výjimku tvořily druhy: *Ranunculus glacialis*, *Saxifraga seguieri*, a *Sibbaldia procumbens* při 12-hodinové fotoperiodě a druhy: *Androsace alpina*, *Linaria alpina* a *Oxyria digyna* při fotoperiodě 16-hodinové. Nejvíce vyšší teplota urychlila vykvetení druhů *Saxifraga seguieri* a *S. oppositifolia*.

V tropech v páramu u druhu *Espeletia timonensis* (Venezuela) se první známky nastávajícího kvetení objevují uprostřed září ve vlhké sezóně. Dále nastává dlouhá doba růstu a vývoje květenství, která se odehrává převážně v suché části roku. Nejrychlejší růst přichází mezi dubnem a květnem a denní délkový přírůstek dosahuje až 4,98 mm. První úbory se otevírají v květnu (Monasterio, 1986).

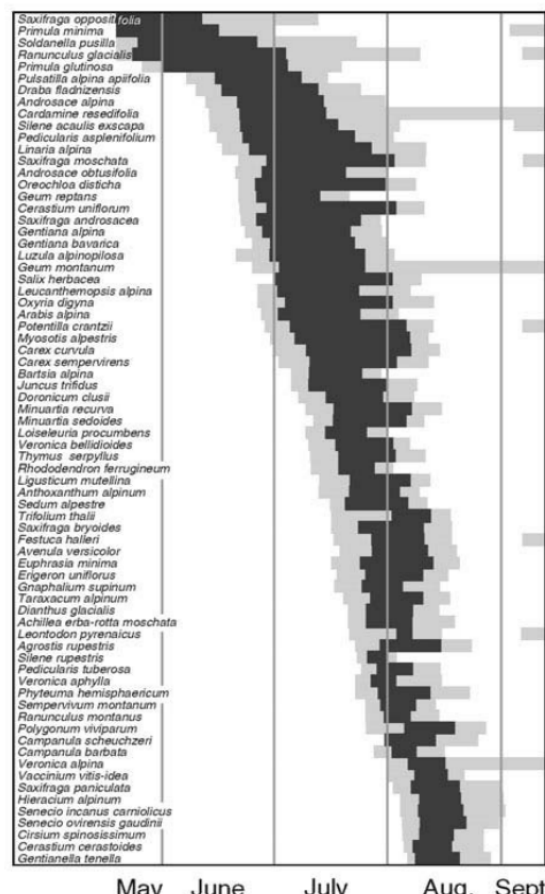
### 3.3 Fenologie kvetení

Fenologie kvetení je pro každý druh typická a je ovlivněna různými faktory. Mezi hlavními faktory je vegetační sezóna v teplotu určovaná časem roztání sněhové pokrývky (Kudo, 1991), dostatek vláhy (Hall, 2018). Dále teploty v noci by v období kvetení neměly klesat pod bod mrazu, aby neumrzaly květy (Smith, 1981; Inouye, 2008). Sdílení opylovačů mezi druhy rostlin vede k časovému odlišení jejich maxim kvetení (Heinrich, 1975).

Přestože délka vegetační sezóny v teplotu je krátká, snaží se jednotlivé druhy oddělit podle různých fenologií kvetení (obrázek 3). V tundře podobné teplotu Molau (1993) rozdělil druhy do tří fenologických tříd: kvetoucí brzy, pozdě a ve středu sezóny. Brzy kvetoucí druhy označil jako pollen-risking a pozdě kvetoucí jako seed-risking.

**Seed-risking:** Druhy pozdě kvetoucí podstupují riziko, že všechna jejich semena umrznou ještě před dozráním a disperzí. Tyto rostliny tak mohou přijít o celou svou sezónní produkci. Například při zimě 1991 v Latnjajauře v Grónsku, kdy přišly mrazy dříve, celá úroda semen pozdně kvetoucích druhů *Pinguicula vulgaris* a *Saxifraga aizoides* umrzla, zatímco u časně kvetoucích druhů *Pinguicula alpina* a *Saxifraga oppositifolia* se podařilo u 75 % genet rozšířit zralá semena. Pozdně kvetoucí rostliny jsou spíše inbreední, a to díky vysoké míře samosprašnosti a relativně dobré self-kompatibilitě. I bez přístupu opylovačů u nich nedochází k významnému poklesu semen oproti kontrolním rostlinám, ke kterým přístup opylovačů umožněn byl. Některé pozdně kvetoucí druhy dokonce využívají rozmnožování pomocí viviparie, apomixie, nebo pacibulek (Molau, 1993).

**Pollen-risking:** Při krátké sezóně u druhů kvetoucích brzy po roztání sněhu stihne dozrát a rozšířit se alespoň část semen. Časně kvetoucí druhy jsou díky nižším teplotám a nižšímu výskytu opylovačů limitovány nedostatkem pylu (Thomson, 2010). Vyskytují se u nich



Obr. 3 – Kvetení 79 druhů na vrcholu Mt.

Glungezer ve výšce 2600 m n. m. v Tyrolských Alpách. Převzato z (Bahn, 1987)

mechanismy k potlačení inbreedingu a zvýšení outbreedingu. Jsou to: vysoké poměry aborce (počet zárodečných vaků/počet zralých semen), nízká míra samosprášení pylu díky dichogamii, nebo herkogamii, malá self-kompatibilita, sklon k entomogamii a u některých druhů se vyskytuje dvoudomost a gynodioecie. (Molau, 1993)

Při zkoumání druhu *Rhododendron aureum* v japonských Taisetsu mountains na místech s postupným roztáním sněhu zjistil Kudo (1993) pomocí emaskulinizace, že na začátku sezóny jsou rostliny limitovány množstvím přeneseného pylu. S postupem sezóny se limitace pylem snižuje a od půlky července nejsou signifikantní rozdíly mezi emaskulovanými a ručně cizosprášenými rostlinami. Na začátku sezóny snížené množství semen emaskulovaných rostlin koreluje s nižší návštěvností květů opylovači, a naopak později v sezóně vyšší návštěvnost květů opylovači souvisí s příbytkem množství semen.

Čas roztání sněhu silně ovlivňuje nejen fenologii kvetení, ale také složení společenstev. Různé skupiny rostlin na to mají odlišné odpovědi. V místech s pozdějším táním sněhu keříčkovité rostliny opustily generativní rozmnožování a přešly na vegetativní. Byliny si udržují kvetení v každém prostředí. Jedny se snaží vykvést co nejdříve a nechat vyžrát semena co nejrychleji, aby stihly dokončit rozmnožovací cyklus. Druhé kvetou každý rok, ale jen některé roky se jim podaří vytvořit zralá semena. A nakonec druhy *Rhododendron aureum*, *Phyllodoce caerulea* a *Deschampsia flexuosa* v místech časného roztání sněhu kvetly pravidelně každý rok, ale v místech s pozdním roztáním sněhu kvetly jen některé roky (Kudo, 1991).

Kvetení v tropech není ovlivněno vegetační sezónou, ale u některých druhů a v některých oblastech se dá pozorovat sezónní chování korelující s pravidelnými změnami srážek.

Na Borneu některé druhy kvetou průběžně přes celý rok. Například druhy *Rhododendron ericoides*, *R. buxifolium* a *Leptospermum recurvum* po jevu El Niño vykazovaly masové kvetení a následující roky synchronní kvetení napříč populacemi. Druh *R. buxifolium* kvetl pravidelně každý rok ve stejnou dobu. Další druh *Photinia davidiana* kvetl synchronně v rámci jedné populace, ale mezi populacemi nikoliv. *Vaccinium staptifianum* kvetla synchronně mezi populacemi, ale interval mezi jednotlivými kveteními byl nepravidelný a někdy přesahoval i jeden rok (Kudo, 2004).

Je vyzníváno, že rostliny kvetoucí synchronně přivábí více opylovačů než rostliny, které nekvetou současně se zbytkem populace. To vede u synchronně kvetoucích rostlin k většímu množství semen a větší úspěšnosti rozmnožování (Augsburger, 1981; Hall, 2018).

Berry a Calvo (1994) v páramu zkoumali sedm druhů rostlin rodu *Espeletia* rostoucích ve výšce nad 4000 m n. m. Většina z nich kvetla ve vlhké sezóně a jen dva druhy zasahovaly svým kvetením do části suché sezóny. Kvetení jednotlivých druhů trvalo od 3 do 6 měsíců a díky tomu se kvetení jednotlivých druhů překrývalo. Čtyři druhy (*Espeletia globulata*, *E. batata*, *E. schultzii*, *E. moritziana*) kvetly pravidelně každý rok. Zbylé tři druhy (*E. spicata*, *E. timonensis*, *E. floccosa*) kvetly jen některé roky nezávisle na sobě. U některých druhů byla časově oddělena maxima kvetoucích rostlin, ale některé měly maxima kvetení ve stejnou dobu. Jednalo se o *E. schultzii* a *E. timonensis* nebo *E. batata* a *E. floccosa*. Smith (1981) přišel na podobné výsledky pro druhy *E. floccosa* a *E. schultzii*. Dále u druhu *E. humbertii* každý rok kvetla část její populace a *E. lutescens* kvetla jen v některých letech. Kromě velkých rozet v deštivější části roku kvete i *Oritrophium peruvianum* a *O. limnophilum* a to od května až do října (Smith, 1975; Ulian, 2013).

V Africe na Mt. Kenya kvete druh *Senecio keniodendron* synchronně. Mezi jednotlivými kvetoucími roky bývá odstup minimálně pět let. Po kvetení odumře hlavní rozeta a vyraší několik nových. Většinou přežijí 2 až 3 boční růžice (maximum je i 5 růžic). Pokud kvete rozvětvená rozeta – neboli už dříve kvetoucí, je tendence k tomu, aby kvetly všechny boční rozety nebo nekvetla žádná. Oproti tomu další druh růžicovitého typu *S. brassica* rostoucí také v Africe kvete každoročně, ale kvetení má v různých letech rozdílnou intenzitu. V letech, kdy synchronně kvetli jedinci druhu *S. keniodendron*, docházelo také k silnějšímu kvetení u druhu *S. brassica* (Smith, 1994).

## 4 Opylení

### 4.1 Samoopylení

K samoopylení dochází jednak pomocí auto-depozice pylu, ale může být zprostředkováno i opylovačem, který svým pohybem v květu přenese pyl z prašníků na bliznu (Estes, 1973).

#### 4.1.1 Auto-depozice pylu

Proti auto-depozici pylu se některé rostliny brání prostorově, dvoudomostí, rozdělenými pohlavními květy, odlišnou délkou pestíků a tyčinek nebo časově pomocí rozdílné doby dozrávání pylu a vajíček.

V tundře, kde bude díky kratší sezóně větší kontrast mechanismů oproti teplotě je bimodální rozdělení rostlin podle auto-depozice pylu. To znamená, že u rostlin je tendence buď k nízké míře auto-depozice pylu - 0 až 20 %, nebo k vysoké míře auto-depozice pylu - 60 až 100 %. Druhy rostlin se střední auto-depozicí pylu - 20 až 60 % se vyskytují také, ale je jich málo, přesněji jen 6 druhů z 137 zkoumaných. Jak bylo napsáno už výše, množství auto-depozice souvisí s fenologií kvetení (Molau, 1993).

V tropech na Mount Kinabalu rostliny *Photinia davidiana* a *Vaccinium staptifianum* projevují malou synchronii kvetení a s tím koreluje vysoká míra samosprašení. Naproti tomu synchronní rostliny vykazují nízkou samosprašnost (Kudo, 2004).

V tropických Andách rostou kleistogamní druhy rodu *Gentianella*, u kterých díky jejich reprodukčnímu systému musí docházet k samosprašení. Například druh *Gentianella viridiflora* rostoucí v puně v jižní části Peru (Pfanzelt, 2015) a *Gentianella weigendii* v oblasti Ancash v Peru (Pringle, 2012).

#### 4.1.2 Self-kompatibilita

Self-kompatibilita je určována jako poměr počtu semen mezi experimentálně samosprašenými a experimentálně cizosprašenými rostlinami. Pokud hodnota poměru klesne pod 20 %, je rostlina brána jako self-inkompatibilní (Zapata, 1978). I přesto u self-kompatibilních rostlin dochází ke zvýšení množství semen v případě připuštění opylovače (Petersen, 1977).

Studie provedená v oblasti tundry zjistila, že u žádného ze 137 zkoumaných druhů rostlin není self-inkompatibilita striktní. Její míra je závislá na fenologii viz výše (Molau, 1993). Naproti tomu meta-analýza provedená na 24 teplotních alpských druzích rostlin říká,

že 11 zkoumaných druhů je self-kompatibilních a dalších 13 je self-inkompatibilních (García-Camacho, 2018).

U druhu *Argyroxiphium sandwicense* rostoucího na Havaji je self-inkompatibilita silná (Carr, 1986). Vysoká je i u 13 druhů z rodu *Espeletia* zkoumaných ve venezuelských Andách. Z toho u 4 druhů (*E. moritziana*, *E. semiglobulata*, *E. spicata* a *E. timotensis*) rostoucích v superpáramu ve výšce nad 4000 m n. m. je průměrná hodnota self-kompatibility všech jedinců vyšší než u ostatních druhů z rodu *Espeletia* rostoucích v nižších polohách. Za zvýšení self-kompatibility u těchto druhů může jen pár jedinců ze zkoumaného vzorku, u kterých se množství semen po opylení vlastním pylem výrazně přiblížilo množství semen u experimentálně cizosprašených jedinců (Berry, 1989). Na africké Mount Kenya jsou druhy *Lobelia telekii* a *L. keniensis* self-kompatibilní (Young, 1982).

Na Mount Kinabalu druhy s malou synchronií kvetení (*Photinia davidiana* a *Vaccinium stapfianum*) měly vysokou míru samosprašení. Naopak druhy s vysokou mírou synchronie kvetení (*Leptospermum recurvum* and *Rhododendron ericoides*), měly tendenci k nižším hodnotám sebeopylení (Kudo, 2004).

## 4.2 Anemogamie

Mani (1968, s. 80) udává, že v Himalájích počet rostlin opylených větrem je vyšší než počet rostlin opylených hmyzem. Výzkum provedený v Andách centrálního Chile zaznamenal odhadem 17 % druhů místní flóry, které jsou opyleny větrem. Z toho většina (14 % celkové flóry) spadá do čeledí Cyperaceae, Poaceae, and Juncaceae (Arroyo, 1982). Obecně s přibývajícím výškou podíl opylení větrem stoupá (Regal, 1982).

V tropech bylo pomocí experimentů, kdy se květenství zakryjí pytlíkem z textilie, ze síťoviny, anebo kontrolní květenství zůstanou nezakrytá, zjištěno, že čtyři nejvýše rostoucí druhy z rodu *Espeletia* jsou opylovány větrem (jedná se o ty stejné druhy z rodu *Espeletia*, které mají nižší míru self-kompatibility). Anemogamii u těchto druhů potvrzuje i morfologie jejich květů a pylu. U všech druhů jsou jazykovité květy redukovány, úbory zavěšené a dostatečně vysoko nad listovou růžicí. Tyto zástupci rodu *Espeletia* oproti jejich příbuzným z nižších poloh produkují větší množství pylu, jejich pylová zrna mají menší výčnělky a z květů se pyl snadno uvolňuje větrem nebo zatřesením (Berry, 1989; Sobrevila, 1989). U afrického druhu *Senecio keniodendron* je přenos pylu zajišťován nejspíše převážně větrem (Smith, 1982).



## 4.3 Zoogamie

### 4.3.1 Opylovači

Mezi hlavní opylovače rostlin alpínských ekosystémů můžeme zařadit zástupce třídy hmyzu (*Insecta*) a to blanokřídlé (*Hymenoptera*), dvoukřídlé (*Diptera*), brouky (*Coleoptera*) a motýly (*Lepidoptera*), dále některé skupiny ptáků, nejčastěji kolibříkovité (*Trochilidae*).

Z hmyzu jsou nejefektivnějšími přenašeči pylu blanokřídlí. V rámci jedné návštěvy přenesou větší množství pylu než dvoukřídlí, brouci a motýli. Tito přinášejí přibližně stejné množství pylu na jednu návštěvu (Orford, 2015). Čmeláci (*Bombus*) jsou nejdůležitějšími zástupci blanokřídlých (Mani, 1968), a některé jejich druhy jsou schopny létat i při nízkých teplotách až 5 °C (Oyen, 2016).

Ve většině temperátních oblastí jsou nejčtenějšími opylovači rostlin dvoukřídlí. Jejich nízká efektivita bývá vykompenzována vyšší početností a vyšší návštěvností květů (Kearnsaf, 1994). V menší míře, ale vyskytující se také ve většině oblastí, jsou pak blanokřídlí. Dále, specificky podle konkrétních oblastí, plní opylovací úlohu také ptáci, motýli, nebo brouci (Arroyo, 1982; Mizunaga, 2017; Lefebvre, 2018a).

V tropech ve Venezuelských Andách jsou pro klejovky (*Espeletia*) nečastějším a nejaktivnějším opylovačem čmeláci (*Bombus*), kteří oproti menším včelám lépe udržují svou tělesnou teplotu právě díky své velikosti. Jejich výhodou je rychlé střídání kvetoucích rostlin a již dříve zmíněná schopnost opylování při nízké teplotě. Z blanokřídlých jsou v této oblasti častými opylovači také malé ploskočelkovité včely (*Halicidae*), které ale na rozdíl od čmeláků střídají květy pomaleji. Neméně důležitým opylovačem v tropické Americe je kolibřík *Oxygogon guerinii*. Létá a opyluje květy i v mírném dešti nebo při lehkém sněžení. Patří mezi velmi důležité opylovače pro druhy *Espeletia floccosa* a *E. schultzi*. Ve vyšších polohách, kde dochází k úbytku hmyzu, se stávají hlavními opylovači malí zástupci muchnicovitých (*Bibionidae*). Efektivitu jejich opylení snižuje to, že se zdržují delší dobu v jednom květenství a málo přelétávají mezi rostlinami (Berry, 1989).

Ve vysokých horách ve východní Africe se na opylení obřích rozet z rodu *Lobelia* podílí ptáci. Druh *L. teleki* opyluje strdimil zelenoplášťkový (*Nectarinia johnstoni*) a *L. keniensis* špaček tenkozobý (*Onychognathus tenuirostris*), strdimil zelenoplášťkový (*Nectarinia johnstoni*) a *Pinarchroa sordida* (Young, 1982).

#### 4.3.1.1 Změna opylovačů s nadmořskou výškou

S přibývajícím nadmořskou výškou nejenže ubývá množství hmyzu, ale mění se také jeho druhové složení. Výzkum provedený v oblasti národního parku Mercantour v jižní části francouzských Alp říká, že přibližně od výšky 1500 m n.m. je nejpočetnější a druhově nejbohatší skupinou opylovačů řád dvoukřídlých. Ve výšce okolo 2100 m n.m. má maximální diverzitu a množství jedinců. V rámci řádu dvoukřídlých dochází se změnou nadmořské výšky ke změně druhového zastoupení takto: okolo 1500 m n. m. jsou nejpočetněji zastoupené pestřenky (*Syrphidae*); ve výšce 1800 m n. m. kroužilkovití (*Empididae*) a nad 2300 m n. m. květilkovití (*Anthomyiidae*) s mouchovitými (*Muscidae*). Řády motýlů, brouků a blanokřídlých od 1400 m n. m. s přibývajícím výškou zaznamenávají pokles početnosti druhů i jedinců. Mezi blanokřídlými zde najdeme čtyři hlavní čeledi: zástupci štíhloпасých (*Apocrita*): *Andrenidae*, *Apidae* a *Halictidae* a širopasých (*Symphyla*): *Tenthredinidae*. U širopasých s výškou nedochází k velkým změnám, u štíhloпасých klesá s výškou návštěvnost květů a množství druhů. Nad 2300 m n. m. brouci kromě výjimek vymizeli úplně (Lefebvre, 2018a). Výzkum z And v centrálním Chile ukazuje podobné výsledky. Hlavními opylovači zde jsou dvoukřídlí, blanokřídlí a motýli. V nižších polohách (2200-2600 m n. m.) blanokřídlí opylují největší procento rostlinných druhů, ale jejich diverzita i podíl opylovaných rostlinných druhů s přibývajícím výškou klesá nejvíce ze všech tří zkoumaných skupin. S přibývajícím výškou preferenčně ubývají menší druhy blanokřídlých a v subnivální zóně se již nevyskytují žádné malé druhy včel. K poklesu druhů dvoukřídlých dochází od 2700-3100 m n. m., ale naopak podíl jimi opylených rostlinných druhů s nadmořskou výškou stoupá. U motýlů dochází s výškou jen k mírnému poklesu počtu druhů a podíl jimi opylených rostlinných druhů mírně stoupá. (Arroyo, 1982).

Ve výzkumu zabývajícím se pouze čeledí *Bromeliaceae* v národním parku Carrasco v Bolívii bylo zjištěno, že s přibývajícím výškou se zvyšuje procento ornitogamních rostlin. Od výšky nad 3000 m n. m. opylují kolibříci všechny zástupce *Bromeliaceae* (Janzen, 1976). Oproti tomu u rodu *Espeletia* prováděný výzkum neprokázal žádný jednoznačný posun opylovačů v závislosti na nadmořské výšce (Berry, 1989).

#### 4.3.1.2 Změna opylovačů v průběhu roku

Počet návštěv opylovačů v temperátu se v průběhu roku mění a byl zkoumán v Japonsku v oblasti Taisetsu Mountains. Ve zkoumaném řádu blanokřídlých převažovali čmeláci. Na začátku sezóny – zraje června začínají navštěvovat květy pouze přezimované královny. Množství zaznamenaných návštěv květů je z tohoto důvodů malé. Zaslouhou dělnic, které se

začínají objevovat od poloviny července a jejichž počet se zvedá až do začátku srpna, se zvyšují i počty návštěv květů. V pozdním srpnu začíná dělnic ubývat, jejich počty jsou ale nahrazovány samečkami a novými královnami. Od půlky září se začínají snižovat počty návštěv. Dále byla zkoumána skupina řádu dvoukřídlých, kde byli jedinci rozděleni na dvě skupiny pestřenkami a ne-pestřenkami. Frekvence návštěv květů pestřenkami narůstá od půlky července do poloviny srpna. Maximum návštěv se ale mezi roky výrazně liší. Počty návštěv zbytku dvoukřídlých označený jako „ne-pestřenky“ přes sezónu postupně stoupá (Mizunaga, 2017).

Pro tropy nejsou žádné dostupné publikace k dispozici.

#### 4.3.1.3 Denní cyklus opylovačů

V rámci dne se mění aktivita opylovačů. Opět záleží na konkrétním prostředí a aktuálních vlivech počasí. V některých lokalitách proces opylování může probíhat nejen ve dne, ale pokračuje i v noci.

V temperátu na Novém Zélandu byl u druhu manuka (*Leptospermum scoparium*) v průběhu ledna pozorován denní cyklus opylovačů: ráno jako první se na květech objevili větší zástupci kuklicovitých (*Tachinidae*) a bzučivkovitých (*Calliphoridae*). Později při zvýšení teploty stouplo množství druhů dvoukřídlých. Hodinu až dvě po východu slunce začalo za hezkého počasí opylovat velké množství včel. V pozdních odpoledních hodinách aktivita opylovačů klesala. Nejdříve včely a pak i ostatní hmyz přestávaly hledat potravu v květech. Před západem slunce při klidném zataženém počasí bez větru začali přilétat noční motýli, převážně zástupci zavíječovitých (*Pyrallidae*), píďalkovitých (*Geometridae*) a můrovitých (*Noctuidae*). Jejich aktivita byla při vhodných podmínkách vysoká – na jeden velký keř manuky i přes padesát jedinců. V noci se k opylení keřů přidává také velké množství druhů tiplicovitých (*Tipulidae*) (Primack, 1978).

V tropickém parámu bylo při jasném počasí zjištěno na druhu rostliny *Oritrophium limnophilum* (Venezuela, Mucubají, 3350 m n. m.), že opylovači začínají navštěvovat rostlinu mezi 9:30 a 10:00 ráno a opylování končí kolem 16:30. Aktivita je zde ovlivněna počasím, čím více je zataženo, tím více se snižuje aktivita opylovačů daný den (Smith, 1975). Přestože v tropech v noci bývá velmi chladno, létají v noci můry (P. Sklenář, vlastní pozorování).

## 5 Závěr

Sezonalita temperátního alpínského prostředí a asezonalita tropického prostředí vytváří velmi odlišné podmínky, na které rostliny odpovídají odlišnými mechanismy.

Pro kvetení v krátké vegetační sezóně si většina rostlin vytvořila adaptaci ve formě předvytvoření květu.

V obou prostředích dochází k indukci kvetení pomocí abiotických faktorů, které se pravidelně mění v průběhu sezóny. V temperátním alpínském prostředí je kvetení spouštěno teplotou, délkou fotoperiody nebo kombinací obou faktorů, případně u nejčasnějších druhů ukončením dormance. V tropickém alpínském prostředí iniciuje kvetení pokles minimálních nočních teplot a změny dostupnosti vody.

Doba kvetení je v temperátních alpínských ekosystémech omezena na vegetační sezónu. Ve většině tropických alpínských oblastí se kvetení odehrává ve vlhčí části roku.

Samosprašení v temperátu, je záležitostí pozdně kvetoucích druhů a v tropech koreluje s asynchronním kvetením. Rostliny spoléhající se na cizosprašení jsou v temperátu časně kvetoucí. V tropech je cizosprašení favorizováno u synchronně kvetoucích rostlin.

S přibývajícím výškou ubývá opylovačů a přibývá rostlin anemogamních. Množství monokarpických rostlin se zvyšuje směrem k rovníku.

V temperátu se na opylení podílejí v největší míře dvoukřídlí, druhými v pořadí jsou blanokřídlí, zejména čmeláci. V tropech jsou naopak nejdůležitějšími opylovači blanokřídlí, nejvýznamnější z nich je opět rod čmeláků, na jako další pak dvoukřídlí a ptáci.

V temperátním alpínském prostředí dochází k navyšování počtu opylovačů v průběhu sezóny s maximem v půlce srpna.

A monokarpie

## 6 Bibliografie

1. ARROYO, Mary, Richard PRIMACK a Juan ARMESTO, 1982. Community studies in pollination ecology in the high temperate andes of central chile. I. pollination mechanism and altitudinal variation. *American Journal of Botany* **69**(1), 82-97 DOI: 10.1002/j.1537-2197.1982.tb13237.x. ISSN 00029122.
2. AUGSPURGER, Carol, 1981. Reproductive Synchrony of a Tropical Shrub: Experimental Studies on Effects of Pollinators and Seed Predators in *Hybanthus Prunifolius* (Violaceae). *Ecology* **62**(3), 775-788 DOI: 10.2307/1937745. ISSN 00129658.
3. BERRY, Paul a Ricardo CALVO, 1989. Wind Pollination, Self-Incompatibility, and Altitudinal Shifts in Pollination Systems in the High Andean genus *Espeletia* (Asteraceae). *American Journal of Botany* **76**(11), 1602-1614 [cit. 2019-07-15]. DOI: 10.2307/2444398. ISSN 00029122.
4. BERRY, Paul a Ricardo CALVO, 1994. An overview of the reproductive biology of *Espeletia* (Asteraceae) in the Venezuelan Andes. RUNDEL, Philip W., ed., Alan P. SMITH, ed. a F. C. MEINZER, ed., Philip RUNDEL, Alan SMITH, F. MEINZER. *Tropical Alpine Environments* Cambridge: Cambridge University Press, s. 229-250 DOI: 10.1017/CBO9780511551475.014. ISBN 9780511551475.
5. BILLINGS, W. a L. BLISS, 1959. An Alpine Snowbank Environment and Its Effects on Vegetation, Plant Development, and Productivity. *Ecology* **40**(3), 388-397 DOI: 10.2307/1929755. ISSN 00129658.
6. CARR, Gerald, Elizabeth POWELL a Donald KYHOS, 1986. Self-incompatibility in the Hawaiian *Madiinae* (Compositae): An exception to Baker's rule. *Evolution*. **40**(2), 430-434. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1986.tb00485.x. ISSN 00143820.
7. DIGGLE, Pamela, 1997. Extreme preformation in alpine *Polygonum viviparum*: an architectural and Developmental Analysis. *American Journal of Botany*. **84**(2), 154-169. DOI: 10.2307/2446077. ISSN 00029122.
8. ESTES, James a Linda BROWN, 1973. Entomophilous, Intrafloral Pollination in *Phyla Incisa*. *American Journal of Botany*. **60**(3), 228-230. DOI: 10.2307/2441211. ISSN 00029122.
9. GARCÍA-CAMACHO, Raúl a Ørjan TOTLAND, 2018. Pollen Limitation in the Alpine: A Meta-Analysis. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. **41**(1), 103-111. DOI: 10.1657/1523-0430-41.1.103. ISSN 1523-0430.
10. HALL, Elijah, Lucas PIEDRAHITA, Grace KENDZIORSKI, Ellen WADDLE, Daniel DOAK a Megan PETERSON, 2018. Climate and synchrony with conspecifics determine the effects of flowering phenology on reproductive success in *Silene acaulis*. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. **50**(1). DOI: 10.1080/15230430.2018.1548866. ISSN 1523-0430.
11. HAMILTON, A. a R. PERROTT, 1981. A study of altitudinal zonation in the montane forest belt of Mt. Elgon, Kenya/Uganda. *Vegetatio*. **45**(2), 107-125. DOI: 10.1007/BF00119220. ISSN 0042-3106.
12. HAU, M., M. WIKELSKI a J.C. WINGFIELD, 1998. A neotropical forest bird can measure the slight changes in tropical photoperiod. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. **265**(1391), 89-95. DOI: 10.1098/rspb.1998.0268. ISSN 0962-8452
13. HEDBERG, O., 1952. Den afro-alpina florans uppkomst och utveckling. *Naturvet. Forskningsr. Arsb.* Stockholm, **1950-51**, 195-199.
14. HEINRICH, Bernd, 1975. Bee Flowers: A Hypothesis on Flower Variety and Blooming Times. *Evolution*. **29**(2), 325-334. DOI: 10.2307/2407220. ISSN 00143820.
15. HNATIUK, R., J. SMITH a D. MCVEAN, 1976. *The climate of Mt Wilhelm: Mt Wilhelm studies 2*. Pub. BG/4. Canberra: The Australian National University Press. ISBN 0-7081-1335-4.
16. INOUE, David, 2008. Effects of climate change on phenology, frost damage, and floral abundance of montane wildflowers. *Ecolog.* **89**(2), 353-362. DOI: 10.1890/06-2128.1. ISSN 0012-9658.

17. JANZEN, D., M. ATAROFF, M. FARINAS, S. REYES, N. RINCON, A. SOLER, P. SORIANO a M. VERA, 1976. Changes in the Arthropod Community along an Elevational Transect in the Venezuelan Andes. *Biotropica*. **8**(3), 183–195. DOI: 10.2307/2989685. ISSN 00063606.
18. KEARNSAF, Carol a David INOUE, 1994. Fly pollination of *Linum lewisii* (Linaceae). *American Journal of Botany*. **81**(9), 1091-1095. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1994.tb15602.x. ISSN 00029122
19. KELLER, Franziska a Christian KÖRNER, 2003. The Role of Photoperiodism in Alpine Plant Development. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. **35**(3), 361-368. DOI: 10.1657/1523-0430(2003)035[0361:TROPIA]2.0.CO;2. ISSN 1523-0430.
20. KÖRNER, Ch., 1995. Alpine Plant Diversity: A Global Survey and Functional Interpretations. CHAPIN, F. Stuart, ed. a Christian KÖRNER, ed., F. CHAPIN, Christian KÖRNER. *Arctic and Alpine Biodiversity: Patterns, Causes and Ecosystem Consequences*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, s. 45-62. Ecological Studies. DOI: 10.1007/978-3-642-78966-3\_4. ISBN 978-3-642-78968-7.
21. KÖRNER, Christian, 2003. *Alpine Plant Life*. 2nd edition. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin. DOI: 10.1007/978-3-642-18970-8. ISBN 978-3-540-00347-2.
22. KUDO, Gaku, 1991. Effects of Snow-Free Period on the Phenology of Alpine Plants Inhabiting Snow Patches. *Arctic and Alpine Research*. **23**(4), 436-443. DOI: 10.2307/1551685. ISSN 00040851.
23. KUDO, Gaku, 1993. Relationships between Flowering Time and Fruit Set of the Entomophilous Alpine Shrub, *Rhododendron aureum* (Ericaceae), Inhabiting Snow Patches. *American Journal of Botany*. **80**(11), 1300-1304. DOI: 10.2307/2445714. ISSN 00029122.
24. KUDO, Gaku a Shizuo SUZUKI, 1999. Flowering phenology of alpine plant communities along a gradient of snowmelt timing. *Polar bioscience*. **12**, 100-113.
25. KUDO, Gaku a Shizuo SUZUKI, 2004. Flowering phenology of tropical-alpine dwarf trees on Mount Kinabalu, Borneo. *Journal of Tropical Ecology*. **20**(5), 563-571. DOI: 10.1017/S0266467404001841. ISSN 0266-4674.
26. LEFEBVRE, Vincent, Claire VILLEMANT, Colin FONTAINE a Christophe DAUGERON, 2018a. Altitudinal, temporal and trophic partitioning of flower-visitors in Alpine communities. *Scientific Reports*. **8**(1), 4706. DOI: 10.1038/s41598-018-23210-y. ISSN 2045-2322.
27. LEFEBVRE, Vincent, Claire VILLEMANT, Colin FONTAINE a Christophe DAUGERON, 2018b. Altitudinal, temporal and trophic partitioning of flower-visitors in Alpine communities. *Scientific Reports*. **8**(1). DOI: 10.1038/s41598-018-23210-y. ISSN 2045-2322.
28. LIU, Ke-Wei, Zhong-Jian LIU, LaiQiang HUANG, Li-Qiang LI, Li-Jun CHEN a Guang-Da TANG, 2006. Self-fertilization strategy in an orchid. *Nature*. **441**(7096), 945-946. DOI: 10.1038/441945a. ISSN 0028-0836.
29. MANI, M., 1968. *Ecology and Biogeography of High Altitude Insects*. Dordrecht: Springer. DOI: 10.1007/978-94-017-1339-9. ISBN 978-90-481-8511-5.
30. MARK, A., 1970a. Floral initiation and development in New Zealand alpine plants. *New Zealand Journal of Botany*. **8**(1), 67-75. DOI: 10.1080/0028825X.1970.10428606. ISSN 0028-825X.
31. MARK, A. a L. BLISS, 1970b. The high-alpine vegetation of Central Otago, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*. **8**(4), 381-451. DOI: 10.1080/0028825X.1970.10430156. ISSN 0028-825X.
32. MIZUNAGA, Yuki a Gaku KUDO, 2017. A linkage between flowering phenology and fruit-set success of alpine plant communities with reference to the seasonality and pollination effectiveness of bees and flies. *Oecologia*. **[185**(3), 453-464 [cit. 2019-07-19]. DOI: 10.1007/s00442-017-3946-9. ISSN 0029-8549.
33. MOLAU, U., U. NORDENHALL a B. ERIKSEN, 2005. Onset of flowering and climate variability in an alpine landscape: a 10-year study from Swedish Lapland. *American Journal of Botany*. **[92**(3), 422-431. DOI: 10.3732/ajb.92.3.422. ISSN 0002-9122.

34. MOLAU, Ulf, 1993. Relationships between Flowering Phenology and Life History Strategies in Tundra Plants. *Arctic and Alpine Research*. **25**(4), 391-402. DOI: 10.2307/1551922. ISSN 00040851.
35. MONASTERIO, Maximina, 1986. Adaptive strategies of Espeletia in the Andean desert páramo. *High altitude tropical biogeography*. New York: American Museum of Natural History, s. 47-80. ISBN 0195036255.
36. ORFORD, Katherine, Ian VAUGHAN a Jane MEMMOTT, 2015. The forgotten flies: the importance of non-syrphid Diptera as pollinators. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. **282**(1805). DOI: 10.1098/rspb.2014.2934. ISSN 0962-8452
37. OYEN, K., Susma GIRI a Michael DILLON, 2016. Altitudinal variation in bumble bee (*Bombus*) critical thermal limits. *Journal of Thermal Biology*. **59**, 52-57. DOI: 10.1016/j.jtherbio.2016.04.015. ISSN 03064565.
38. PETERSEN, Bruce, 1977. Pollination of *Thlaspi Alpestre* by Selfing and by Insects in the Alpine Zone of Colorado. *Arctic and Alpine Research*. Taylor & Francis, **9**(2), 211-215. DOI: 10.1080/00040851.1977.12003915. ISSN 0004-0851.
39. PFANZELT, Simon, Steven SYLVESTER, Lolita AMMANN a Mitsy SYLVESTER, 2015. *Gentianella viridiflora* (Gentianaceae), a new species from the Peruvian Andes. *Phytotaxa*. **222**(4), 283-289. DOI: 10.11646/phytotaxa.222.4.6. ISSN 1179-3163.
40. PRIMACK, Richard., 1978. Variability in New Zealand alpine pollinator assemblages. *New Zealand Journal of Ecology*. **1**, 66-73. DOI: 10.2307/24052382.
41. PRINGLE, James, 2012. *Gentianella weigendii* (Gentianaceae), an Unusual New Gentian from Peru. *Novon: A Journal for Botanical Nomenclature*. **22**(1), 70-74. DOI: 10.3417/2011008. ISSN 1055-3177.
42. RAM, Jeet, S. SINGH a J. SINGH, 1988. Community Level Phenology of Grassland above Treeline in Central Himalaya, India. *Arctic and Alpine Research*. **20**(3), 325-332. DOI: 10.1080/00040851.1988.12002680. ISSN 0004-0851.
43. REGAL, P., 1982. Pollination by Wind and Animals: Ecology of Geographic Patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **13**(1), 497-524. DOI: 10.1146/annurev.es.13.110182.002433. ISSN 0066-4162.
44. RUNDEL, P., 1994. Tropical alpine climates. *Tropical alpine environments: Plant form and function*. New York: Press Syndicate of the University of Cambridge, s. 21-44. ISBN 0 521 42089.
45. SARMIENTO, G., 1986. Ecological features of climate in high tropical mountains. *High altitude tropical biogeography*. New York: American Museum of Natural History, s. 11-45. ISBN 0195036255.
46. SCOTT, Peter, Roger HANSELL a William ERICKSON, 1993. Influences of Wind and Snow on Northern Tree-Line Environments at Churchill, Manitoba, Canada. *Arctic Institute of North America*. Arctic Institute of North America, **46**(4), 316-323. DOI: 10.2307/40511433. ISSN 00040843.
47. SLOTTE, Tanja, Khaled HAZZOURI, J ÅGREN et al., 2013. The *Capsella rubella* genome and the genomic consequences of rapid mating system evolution. *Nature Genetics*. **45**(7), 831-835. DOI: 10.1038/ng.2669. ISSN 1061-4036.
48. SMITH, A. a T. YOUNG, 1994. Population biology of *Senecio keniodendron* (Asteraceae) - an Afroalpine giant rosette plant. RUNDEL, P. W., ed., A. P. SMITH, ed. a F. C. MEINZER, ed., P. RUNDEL, A. SMITH, F. MEINZER. *Tropical alpine environments: plant form and function*. Cambridge: Cambridge University Press, s. 273-293. ISBN 052142089X.
49. SMITH, Alan, 1975. Insect Pollination and Heliotropism in *Oritrophium limnophilum* (Compositae) of the Andean Paramo. *Biotropica*. **7**(4), 284-286. DOI: 10.2307/2989741. ISSN 00063606.
50. SMITH, Alan, 1981. Growth and Population Dynamics of *Espeletia* (Compositae) in the Venezuelan Andes. *Smithsonian Contributions to Botany*. (48), 1-45. DOI: 10.5479/si.0081024X.48. ISSN 0081024X.
51. SMITH, Alan a Truman YOUNG, 1982. The cost of reproduction in *Senecio keniodendron*, a giant rosette species of Mt. Kenya. *Oecologia*. **55**(2), 243-247. DOI: 10.1007/BF00384494. ISSN 0029-8549.

52. SMITH, J., 1980. The vegetation of the summit zone of Mount Kinabalu. *New Phytologist*. **84**(3), 547-573 .[DOI: 10.1111/j.1469-8137.1980.tb04562.x. ISSN 0028646X.
53. SOBREVILA, Claudia, 1989. Effects of pollen donors on seed formation in *Espeletia schultzei* (Compositae) populations at different altitudes. *Plant Systematics and Evolution* [online]. **166**(1-2), 45-67 [cit. 2019-07-30]. DOI: 10.1007/BF00937875. ISSN 0378-2697. Dostupné z: <http://link.springer.com/10.1007/BF00937875>
54. THOMSON, James, 2010. Flowering phenology, fruiting success and progressive deterioration of pollination in an early-flowering geophyte. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. **365**(1555), 3187-3199. DOI: 10.1098/rstb.2010.0115. ISSN 0962-8436.
55. THORSEN, Steffen, c1995-2019. *Www.timeanddate.com*. Time and Date AS.
56. TROLL, Carl, 1973. High Mountain Belts Between the Polar Caps and the Equator: Their Definition and Lower Limit: Their Definition and Lower Limit. *Arctic and Alpine Research*. Taylor & Francis, **5**(3), 19-27. DOI: 10.1080/00040851.1973.12003713. ISSN 0004-0851.
57. ULIAN, T., E. MATTANA, H.W. PRITCHARD a R. SKWIERINSKI, 2013. Seasonality effects on plant phenology and seed ecology in *Oritrophium peruvianum* (Asteraceae), a threatened tropical alpine species. *South African Journal of Botany*. **88**, 278-285. DOI: 10.1016/j.sajb.2013.08.006. ISSN 02546299.
58. WALSH, Rory, 1996. Drought frequency changes in Sabah and adjacent parts of northern Borneo since the late nineteenth century and possible implications for tropical rain forest dynamics. *Journal of Tropical Ecology*. **12**(3), 385-407. DOI: 10.1017/S0266467400009585. ISSN 0266-4674.
59. WENT, F., 1953. An annual plants at high altitudes in the Sierra Nevada, California. **12**. DOI: 10.2307/41423507.
60. WILDUNG, David a K. SARGENT, 1989. The effect of snow depth on winter survival and productivity of Minnesota blueberries. *Acta Horticulturae*. (241), 232-237. DOI: 10.17660/ActaHortic.1989.241.37. ISSN 0567-7572.
61. YOUNG, Truman, 1982. Bird Visitation, Seed-Set, and Germination Rates in Two Species of *Lobelia* on Mount Kenya. *Ecology*. **63**(6), 1983-1986. DOI: 10.2307/1940139. ISSN 00129658.
62. YOUNG, Truman, 1990. Evolution of semelparity in Mount Kenya lobelias. *Evolutionary Ecology*. **4**(2), 157-171. DOI: 10.1007/BF02270913. ISSN 0269-7653.
63. ZAPATA, Thirza a Mary ARROYO, 1978. Plant Reproductive Ecology of a Secondary Deciduous Tropical Forest in Venezuela. *Biotropica*. **10**(3), 221-230. DOI: 10.2307/2387907. ISSN 00063606.